



CARACTERE SAISONNIER DE LA FRUCTIFICATION DANS UNE FORET HYGROPHILE DE COTE-D'IVOIRE

par Daniel Y. ALEXANDRE *

Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, B.P. V 51,
Abidjan, Côte-d'Ivoire

Les données que fournit la littérature sur la phénologie de la fructification en forêt tropicale sont relativement rares et souvent incomplètes. Elles sont en fait de deux types. Nous avons des études ponctuelles localisées dans le temps et dans l'espace. Ce type de travail se distingue par la grande précision des observations rapportées, mais pêche le plus souvent par le petit nombre d'individus observés (par ex. Medway, 1972). Nous avons d'autre part les renseignements fournis par certaines flores ou florules tropicales, telle la *Flore Forestière de Côte-d'Ivoire* d'Aubréville (1959) qui est malheureusement incomplète pour les périodes de fructification, et souvent imprécise. L'ouvrage de Taylor, *Synecology and silviculture in Ghana* (1960) est plus précis et complet pour les arbres étudiés, mais le nombre de ceux-ci est restreint. Des notes phénologiques analogues à celles de Taylor sont données par Voorhoeve (1965) pour le Liberia. Enfin de la Mensbruge (1966) présente un tableau (pp. 370-379) des époques de fructification (cf. fig. 1) de la quasi-totalité des essences de basse Côte-d'Ivoire. De tels travaux sont le résultat d'observations très étendues dans le temps comme dans l'espace, ce qui limite leur intérêt sur le plan de l'interprétation écologique, d'autant plus que la distinction entre fruits mûrs et immatures n'est pas toujours faite.

L'étude que nous présentons ici porte sur une période d'un an, d'avril 1977 à mars 1978, et concerne la forêt de Taï, aux environs immédiats de la station de recherche de l'Institut Universitaire d'Ecologie Tropicale d'Abidjan, qui y est installée. Dans ce travail,

(*) Adresse actuelle : Laboratoire d'Ecologie Végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay.

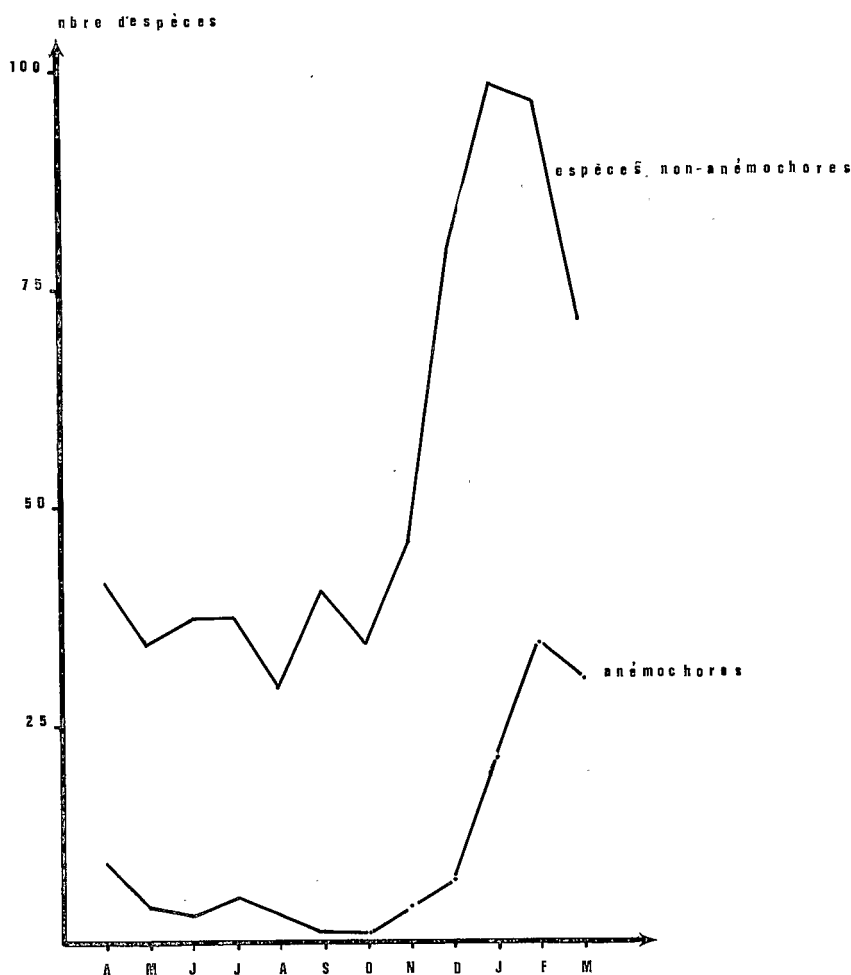


Figure 1. — Fructification des essences arborées de la forêt dense de basse Côte-d'Ivoire d'après G. de la Mensbruge (1966).

nous avons essayé, tout en nous limitant à une petite zone de forêt, d'observer un maximum d'individus.

METHODES

La méthode consiste à faire chaque mois le *même* parcours d'environ 15 kilomètres (cf. fig. 2) et à noter tous les fruits mûrs rencontrés.

Le trajet que nous avons emprunté régulièrement traverse des zones d'écologie différente. Comme le montre la carte, le parcours suit essentiellement les deux grandes pistes qui mènent de la Station au Parc National ; il a été volontairement étendu pour englober les milieux particuliers que la piste ne traverse pas mais

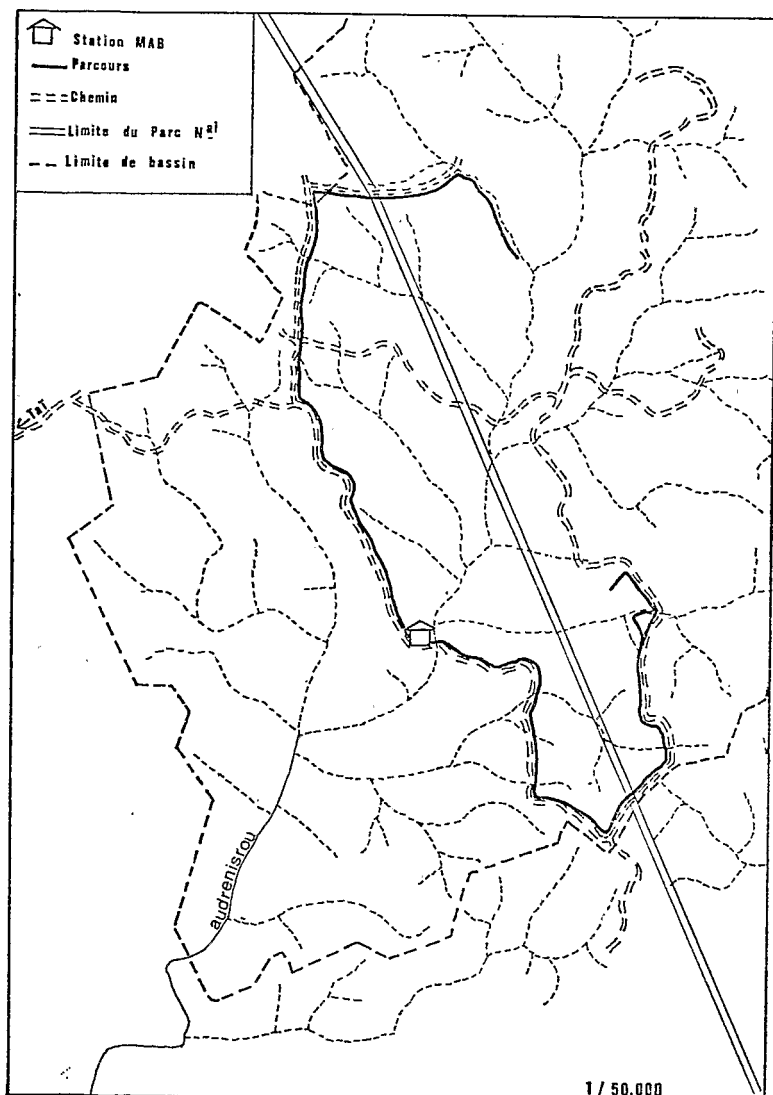


Figure 2. — Carte du parcours forestier.

O.R.S.T.O.M.

dont l'importance, en particulier pour les animaux, est grande. Les types de végétation rencontrés sont schématiquement les suivants :

- forêt intacte de sol drainé,
- forêt intacte de sol temporairement inondé, à *Plagiosyphon emarginatus*,
- forêt intacte riparienne, à *Gilbertiodendron splendidum*,
- forêt de la périphérie des affleurements rocheux, à *Balanites wilsoniana*,

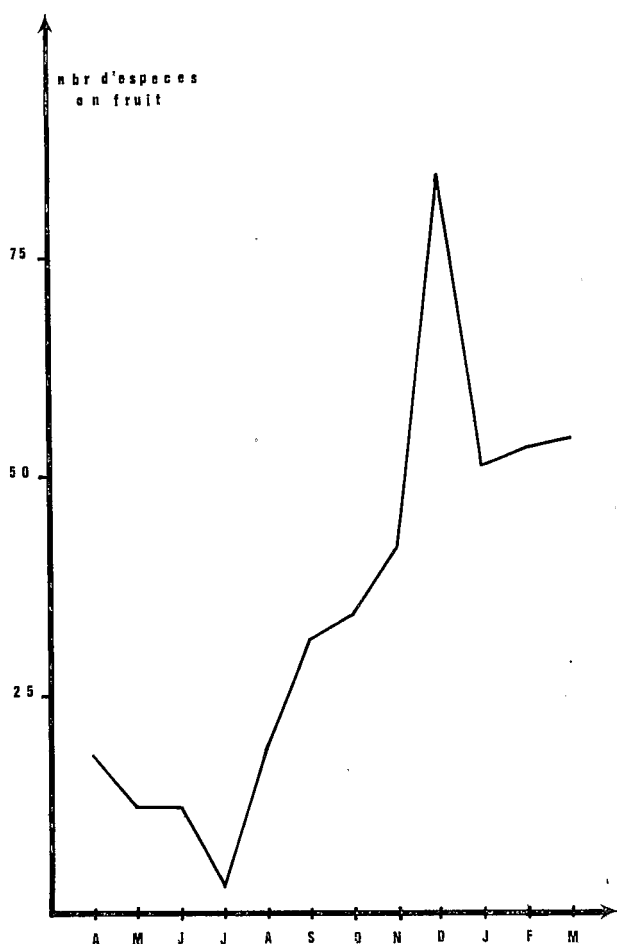


Figure 3. — Fructification de l'ensemble des espèces observées par nous à Taï.

TABLEAU I
*Mode de dispersion, taille du fruit
 et vitesse de germination des arbres selon leur taille maximale.*

R = germination rapide ; L = germination lente ; P = fruit petit ; M = fruit moyen ; G = gros fruit

Hauteur maximum	Total	Anémo- chores	Auto- chores	Zoo- chores	Zoochores			Zoochores		
					R	L	?	P	M	G
40 m	15	8 (53 %)	0	7 (47 %)	5	2	0	0	4	3
35 à 40 m	17	5 (29 %)	0	12 (71 %)	8	2	2	0	6	6
30 à 35 m	19	1 (5 %)	0	18 (95 %)	12	4	2	6	10	2
25 à 30 m	26	1 (4 %)	4 (15 %)	21 (82 %)	17	4	0	5	8	8
20 à 25 m	10	1 (10 %)	1 (10 %)	8 (80 %)	6	2	0	3	2	3
Total	87	16 (18 %)	5 (6 %)	66 (76 %)	48 (77 %)	14 (23 %)	4	14 (21 %)	30 (45 %)	22 (33 %)

- franges dégradées par l'exploitation forestière, à *Macaranga barteri*,
- ancien défrichement (?).

Tous les fruits mûrs rencontrés sur ce parcours sont donc notés et l'abondance de la fructification de l'arbre est précisée par un indice : 1 = quelques fruits ; 2 = nombreux fruits ; 3 = fructification exceptionnelle.

On peut ensuite donner un indice pour l'ensemble des arbres de la même espèce : \times = un à quelques arbres en fruits ; $\times\times$ = très nombreux arbres en fruits ou quelques arbres avec de très fortes productions ; $\times\times\times$ = fructification exceptionnellement abondante. Cet indice qui tient compte du nombre d'arbres en fruits, traduit également la fréquence de ces arbres dans la forêt. Au total, il reflète, selon une échelle de type logarithmique, la production totale par espèce.

Remarquons qu'avec ce type d'observations, on privilégie sans doute les espèces à gros fruits par rapport aux espèces à fruits petits et discrets qui peuvent même échapper à l'attention de l'observateur.

Le relevé de novembre a été effectué par M. Ch. de Namur et M. Téhé Gnésio que nous remercions. Le relevé de juillet est incomplet.

RESULTATS

Le détail des observations est donné en appendice dans les listes I et II.

Nous indiquons sur la figure 3 le nombre total d'espèces en fruit le long du parcours forestier.

Le tableau I ne concerne que les espèces arborées pouvant dépasser 20 m. Ce sont elles que nous étudions le plus en détail.

Sur cette liste les arbres qui ont fructifié sont regroupés selon leur taille maximale atteinte à Taï, telle que nous-même ou nos collègues Ch. Huttel et F. Vooren avons pu l'observer. On remarquera que certaines espèces atteignent à Taï des hauteurs supérieures à celles mentionnées dans la littérature.

Les groupes de taille suivants ont été distingués : (1) géants et émergents (dépassant 40 m), (2) très grands arbres ou émergents (35 à 40 m), (3) grands arbres ou codominants (30 à 35 m), (4) assez grands arbres ou grands dominés (25 à 30 m), (5) arbres moyens ou petits dominés (20 à 25 m). Les trois premières catégories constituent les espèces de la voûte, et les deux premières les arbres dominants.

A l'intérieur de chacun des groupes de taille, les espèces sont ordonnées selon l'ordre de la flore forestière d'Aubréville (1959).

Pour chaque espèce, on a noté le mode de dispersion : autochorie (O) (1), anémochorie (A), zoochorie (Z) ; dans le cas de la zoochorie, seul groupe suffisamment nombreux pour être subdivisé, on a indiqué en outre la vitesse de germination telle que nous l'avons observée : rapide (R) ou lente (L = plus de 6 mois), et la taille du fruit : petit (P = moins de 2 cm de plus grande longueur), moyen (M = de 2 à 5 cm) ou gros (G = plus de 5 cm).

COMMENTAIRES

La fructification de l'ensemble des espèces (fig. 3) montre une périodicité marquée ; on note :

- une période de faible fructification, d'avril à août, avec un minimum en juillet, dû sans doute au fait que le relevé est incomplet, le minimum vrai étant alors décalé en mai-juin ;
- une période de forte fructification, de septembre à mars, avec un maximum d'espèces en décembre et un maximum de production en janvier.

La comparaison des figures 1 et 3 montre le caractère général de ce rythme en Côte-d'Ivoire.

La comparaison des espèces anémochores, autochores et zoochores montre qu'à chacun de ces modes de dispersion correspond un cycle différent :

- Les espèces *autochores* (fig. 4) fructifient de septembre à janvier avec un maximum en novembre. Ce sont des arbres de taille moyenne (cf. tableau I), généralement grégaires, vivant dans ou près des bas-fonds, dont la germination est très rapide et la survie des graines très faible.

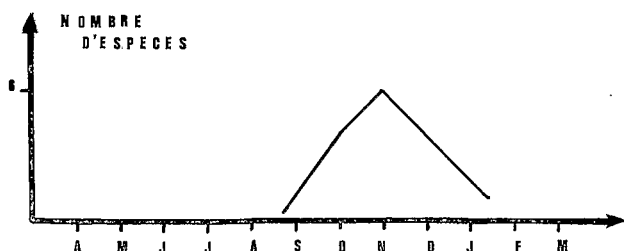


Figure 4. — Fructification des arbres autochores pouvant dépasser 20 mètres.

(1) Ou dispersion mécanique par déhiscence brutale du fruit (Violacées, Euphorbiacées, Césalpiniées, etc.).

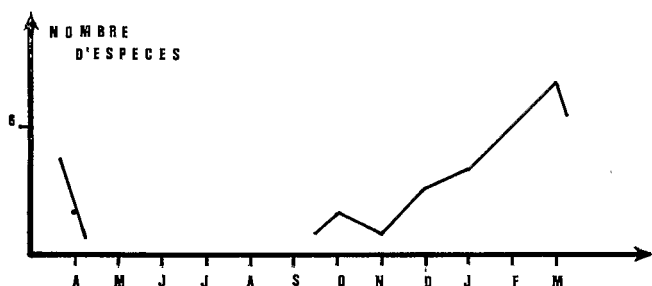


Figure 5. — Fructification des arbres anémochores pouvant dépasser 20 mètres.

La déhiscence violente des fruits des espèces autochores est directement liée à l'abaissement de l'hygrométrie de l'air, ce qui explique que ces espèces soient dispersées pendant la phase d'installation de la saison sèche. La déhiscence est d'autant plus précoce que l'arbre vit plus loin du bas-fond.

- Les espèces *anémochores* (fig. 5) fructifient d'octobre à avril avec un maximum en mars. Ce sont tous de grands arbres (cf. tableau I). Leur germination est rapide et la survie de leurs graines faible, du moins pour les espèces que nous rencontrons à Taï.

Le maximum de fructification en fin de saison sèche, chez les espèces anémochores, peut être considéré comme adapté au climat. En effet, en période trop pluvieuse, les graines alourdies sont difficilement emportées par le vent, mais une dispersion trop précoce diminue les chances de germination (baisse du pouvoir germinatif) tout en augmentant les risques de prédation par les insectes.

- Les espèces *zoochores* constituent la majorité des arbres, arbustes, lianes et herbacées. De ce fait, leur cycle est peu différent du cycle de l'ensemble des espèces (fig. 3) : le maximum d'espèces en fruit est en décembre mais la production maximale est en janvier (fig. 6).

Nous avons réparti les arbres zoochores de plus de 20 m en cinq groupes de hauteur. Cette classification montre :

- une fructification relativement continue, avec trois maxima, chez les arbres dépassant 35 m, ceux qui dominent la voûte ;
- une fructification « normale » avec son pic en décembre pour les arbres de la voûte (grands arbres de 30 à 35 m) ;
- une fructification avec trois pics en juin, septembre et décembre pour le groupe des arbres dominés. Le pic de juin est particulier à cette strate.

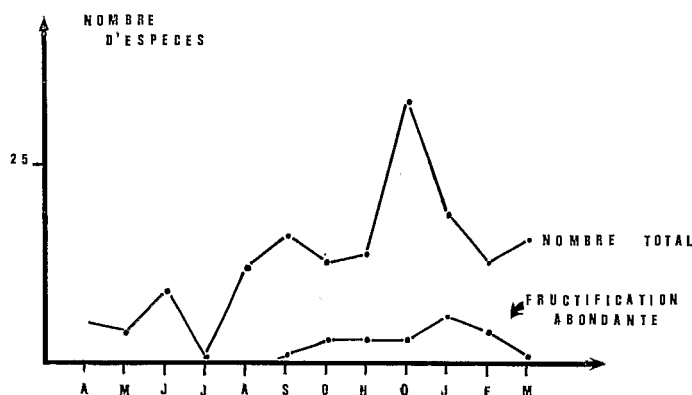


Figure 6. — Fructification des arbres zoochores pouvant dépasser 20 mètres.

Les arbres zoochores ont été également regroupés selon le double critère de leur phénologie et de la vitesse de germination de leurs graines. Deux groupes sont ainsi séparés, celui des espèces qui fructifient pendant la phase pauvre et celui des espèces qui n'y fructifient pas (tableau II). La proportion d'espèces à germination lente est plus élevée dans le premier groupe. L'analyse des données au moyen de l'écart réduit montre que les résultats ne sont pas significatifs à plus de 10 % ($\varepsilon = 1,75$). Le pourcentage des espèces à germination lente qui fructifient en septembre (57 %) est par contre significativement supérieur ($\varepsilon = 2,51$) à celui des espèces à germination rapide (21 %).

TABLEAU II

Relation entre vitesse de germination et période de fructification.

Fructification \ Germination	R (rapide) moins de 6 mois	L (lente) plus de 6 mois
Pas de fructification d'avril à juillet	35	7
Espèces fructifiant d'avril à juillet	15	8

Le tableau I montre qu'il n'y a pas de relation entre la vitesse de germination et la taille de l'arbre.

Enfin, on a distingué les espèces d'arbres selon la taille de leurs fruits en supposant ce caractère en relation avec l'animal vecteur. Cette classification sépare nettement les espèces à plus gros fruits qui présentent deux pics de fructification, l'un en septembre, l'autre en décembre-janvier, des espèces à petits fruits qui n'ont qu'un seul pic en novembre-décembre. Les espèces à fruits moyens présentent un cycle intermédiaire.

Le tableau I montre aussi que les arbres qui peuvent dépasser 35 m (émergents) ont tous des fruits moyens ou gros. Les arbres plus petits présentent toutes les tailles de fruits.

En somme, la fructification des espèces zoochores se présente comme relativement continue, avec un maximum net en décembre et un minimum en avril-mai. Des pics secondaires peuvent cependant être distingués ; il est à remarquer que le pic de juin provient presque uniquement d'une seule strate, celle de 25 à 30 m, de même que celui de septembre auquel contribue cependant la strate

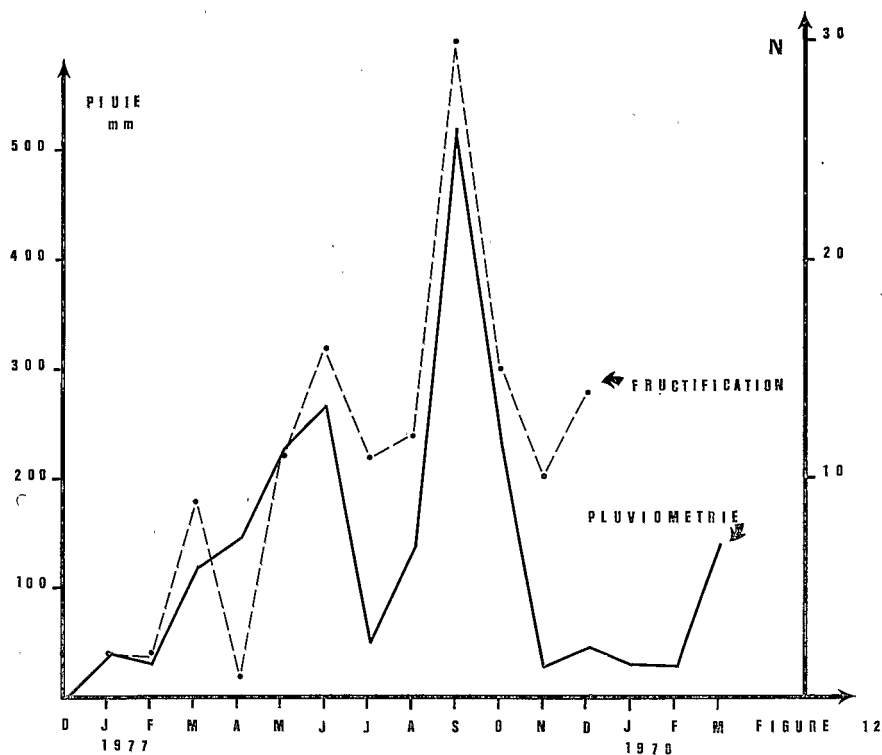


Figure 7. — Comparaison de la pluviométrie et de la fructification, trois mois après, des arbres zoochores pouvant dépasser 25 mètres.

de 35 à 40 m. C'est également à cette période que fructifient la plupart des espèces à germination lente.

La tendance générale des arbres est donc à fructifier au cœur de la saison sèche, c'est-à-dire, en tenant compte des réserves en eau du sol, juste avant que le déficit hydrique ne s'installe, ou encore, en d'autres termes, en fin de cycle d'activité. La période de fructification minimale se situe au contraire en début de saison des pluies, c'est-à-dire au moment du redémarrage de la végétation.

Le régime des pluies a donc, et c'est bien naturel, une grande incidence sur la fructification (fig. 7). Si l'on compare la courbe pluviométrique avec la courbe du nombre d'espèces en fruit, on note un remarquable parallélisme entre ces deux courbes décalées de 3 mois (fig. 7). Le coefficient de corrélation entre la hauteur d'eau tombée et le nombre d'espèces en fruit est de 0,87 pendant le cycle étudié (juillet excepté).

Le décalage observé entre la pluviométrie et la phénologie correspond à l'intervalle qui sépare, chez de nombreuses espèces, la floraison de la maturation des fruits. La fructification pourrait donc être liée à une induction florale par la pluie.

Les facteurs qui déterminent la fructification sont cependant bien trop nombreux et leurs mécanismes trop complexes pour qu'il soit possible de tenter la moindre généralisation. C'est ainsi que nous avons observé, au cours de nombreux cycles, une forte corrélation inverse entre la pluviométrie au moment de la floraison et l'abondance de la fructification chez *Turraeanthus africana*. On sait aussi, dans le cas bien connu du caféier, que si la pluie (et la baisse de température qui l'accompagne) induit la floraison, elle entrave aussi la fécondation des fleurs.

DISCUSSION

La périodicité marquée de la fructification que nous observons à Taï a été également observée dans d'autres forêts tropicales.

Dans le cas des arbres anémochores il n'y a aucun doute ; ce sont partout de grands arbres (Jones, 1959 ; Rollet, 1969) et leur fructification est très généralement groupée en fin de saison sèche. Le mode de dispersion de ces arbres, qui serait selon Beyer (1975) associé aux milieux floristiquement pauvres, se rencontre avec une fréquence d'autant plus grande que la forêt est plus sèche. Ainsi Daubenmire (1972) observe, dans une forêt semi-décidue du Costa-Rica, une prédominance des anémochores avec une fructification (maturation des fruits et dissémination) juste avant la saison des pluies. Frankie *et al.* (1974), toujours au Costa-

TABLEAU III
Rythmicité de la fructification selon différents critères de classification

	Mode de dispersion			Germination		Taille du fruit			Hauteur maximale (m)				
	Zoo- chores	Anémo- chores	Auto- chores	Rapide	Lente	Petit	Moyen	Gros	20-25	25-30	30-35	35-40	> 40
Nombre d'espèces (cf. Tableau I)	66	16	5	48	14	14	30	22	8	21	18	12	7
Equitabilité %	92	71	59	89	90	83	92	91	83	91	81	93	93

Rica, comparent la fructification dans une forêt humide et dans une forêt sèche. La forêt sèche se caractérise là aussi par l'abondance des anémochores et une fructification en fin de saison sèche. Au Nigeria, Dommen (1958) a observé la fructification de 26 essences précieuses, la plupart anémochores, sur une période de vingt ans et il a aussi trouvé un maximum de fructification en fin de saison sèche. Dans ce même pays et dans une forêt sèche, Hopkins (1970) a fait des observations identiques.

Mais la grande majorité des arbres de forêt dense humide sont zoochores. Chez ces espèces, la fructification est un phénomène moins saisonnier que chez les anémochores, mais qui présente cependant toujours un rythme annuel.

L'étude de Frankie *et al.* (1974) montre, en ce qui concerne la forêt très humide qu'ils étudient, un maximum au cours de la « petite saison sèche » d'août à octobre. A Barro Colorado, selon les observations de Smythe (1970) la fructification des espèces à petits fruits (ou consommés par les animaux se nourrissant habituellement de petits fruits) est relativement régulière, et elle est nettement saisonnière chez les espèces à gros fruits, avec deux pics en février et juin (le petit pic de février correspond à la saison sèche, le grand à la saison des pluies), l'équitabilité¹ valant respectivement 92,3 % et 68,7 %. Dans l'ensemble, la fructification y est régulière avec un minimum relatif en fin de saison des pluies. L'équitabilité des groupes que nous avons formés est donnée sur le tableau III. On remarque qu'elle est élevée pour tous les groupes de zoochores.

En Malaisie, dans une forêt de colline à Diptérocarpacées au climat assez contrasté, Mc Clure (1966) a fait des observations très précises, sur cinq ans, d'une soixantaine d'individus appartenant à 32 espèces. La fructification y montre un minimum de janvier à février, lors de la « grande saison sèche », et un maximum lors de la deuxième saison des pluies. L'étude de Lord Medway (1972), qui fait suite à celle de Mc Clure, confirme clairement ses résultats. La floraison et la fructification sont meilleures les années où la sécheresse est marquée. Le rythme est souvent variable, aussi bien entre espèces qu'à l'intérieur d'une espèce mais, à l'échelle de l'année, le cycle saisonnier est marqué et stable.

Selon les observations de J.R. et I. Baker (1936) que rapporte Richards (1952), aux Nouvelles-Hébrides, où le climat est exceptionnellement constant, la fructification est maximale de septem-

(1) L'équitabilité est définie par la formule suivante :

$$E = \left(- \frac{\sum P_i \lg P_i}{\lg N} \right) \text{ où } P_i \text{ est le nombre d'espèces en fruits}$$

le *i*^e mois / nombre total. $N = 12$.

bre à janvier. D'une manière générale, Richards considère que la saison sèche est la principale saison de fructification, quand elle existe.

Pour Janzen (1967), ce serait l'ensemble des phénomènes reproducteurs (floraison et fructification) qui seraient, en Amérique Centrale, groupés pendant la saison sèche, même si celle-ci est toute relative. On remarque que les observations de cet auteur semblent en contradiction avec celles que nous avons citées plus haut.

Tous ces travaux montrent donc bien l'existence d'une périodicité de la fructification dans les forêts denses équatoriales. L'étude de Smythe montre, en outre, une différence de rythme chez les espèces selon la taille de leurs fruits. La comparaison des résultats de Heithaus *et al.* (1975) avec ceux de Frankie *et al.* pour le même type de forêt sèche du Costa-Rica, montre également l'importance du mode de dissémination : alors que l'équipe Frankie étudiant l'ensemble des espèces, constate un net maximum en saison sèche, l'équipe Heithaus, se limitant aux espèces consommées par les chauves-souris, met en évidence un maximum en saison des pluies.

Snow (1965), Frankie (1974) et quelques autres montrent en outre qu'à l'intérieur d'un même genre, les différentes espèces ont souvent des pics de fructification décalés dans le temps.

L'étude des déterminismes qui concourent à l'existence de ces parasynchronismes dans la fructification (les rythmes variant avec les forêts, les modes de dispersion et les strates) nous mènerait certes trop loin, compte tenu du nombre somme toute minime des observations. De plus, s'il faut en croire Janzen (1967), ce ne sont pas les mécanismes et stimuli mésologiques qu'il faut étudier mais bien ce en quoi le synchronisme, quand il existe, peut être utile à la survie de l'espèce. Se référant à l'antagonisme entre la croissance et la reproduction que l'on cite souvent, il conclut que la reproduction pendant une période de croissance faible est sélectivement favorisée.

Nous nous arrêterons cependant à deux considérations. La première est banale et a été particulièrement bien exposée dans les travaux de Hallé et Martin (1968) sur l'Hévéa. Les rythmes de croissance ont une origine endogène et sont héréditaires. La croissance des feuilles empêche le fonctionnement du méristème apical qui lui-même autorise l'allongement et l'apparition de nouvelles feuilles. De même, la floraison ne pourrait se produire que par l'arrêt de la croissance et donc quand les conditions mésologiques deviennent défavorables. Les bourgeons floraux sont formés dormants et selon un rythme interne, le milieu extérieur n'intervenant éventuellement que pour lever la dormance. Un bel exemple de cette interaction est donné par Koriba (1958) citant Wright (1905) : *Acacia dealbata* introduit d'Australie aux Indes

mit quarante ans à synchroniser son rythme de floraison avec son nouveau milieu.

La deuxième idée rejoint la première et nous est inspirée par l'image de l'arbre que donne Steiner (1924). Il compare celui-ci à une population d'herbacées qui pousserait sur une « expansion du sol » qui serait formée par le tronc et les branches. On peut ainsi assimiler la majorité des arbres aux thérophytes qui fleurissent et fructifient en fin de cycle, alors que d'autres se comportent comme des cryptophytes vernaies et fleurissent au tout début de leur cycle. C'est le cas du *Bombax buonoponense*.

CONCLUSION

La fructification telle que nous l'avons observée à Taï au cours d'une année, présente une rythmicité nette mais complexe.

L'ensemble des espèces a son maximum de fructification en décembre-janvier, au cœur de la saison sèche. Les espèces zoochores sont grandement majoritaires et sont responsables de ce rythme. Les espèces anémochores ont un maximum en fin de saison sèche et les espèces autochores lors de l'arrêt des pluies.

Parmi les zoochores, on distingue des variations selon la hauteur maximale de l'arbre, selon la taille de ses fruits et selon la vitesse de la germination des graines.

La comparaison de nos résultats avec ceux d'autres forêts tropicales semble indiquer que le rythme de la fructification à Taï est caractéristique d'une forêt dense humide à saison sèche marquée.

SUMMARY

The seasonality of fruit-production in an Ivory Coast lowland rain-forest has been studied over a whole year cycle along a 15 km transect in the Taï National Park.

A definite seasonality has been found, most trees bearing fruits in December-January, in the middle of the dry season. This is particularly the case for animal-dispersed species, by far the most numerous. The peak production of fruits by wind-dispersed species occurs a little later, at the end of the dry season, whereas mechanically dispersed (autochorous) species bear fruit at the end of the rains.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE, A. (1959). — *La flore forestière de la Côte-d'Ivoire*. Paris, C.T.F.T., 3 tomes.
BEYER, W.N. (1975). — Type of seed dispersal : their effects on species diversity of trees. *Amer. Natur.*, 109 : 103-104.

- DAUBENMIRE, R. (1972). — Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forests in North Western Costa Rica. *J. Ecol.*, 60 : 147-170.
- DOMMEN, F.E. (1958). — Availability of seeds of Nigerian forest trees. *Niger. For. Inf. Bull.*, 47.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G., OPLER, P.A. (1974). — Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62 : 881-919.
- HALLE, F., MARTIN, R. (1968). — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa. *Adansonia*, sér. 2, 8 : 475-503.
- HEITHAUS, E.R. (1975). — Foraging patterns and resource utilisation in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56 : 841-854.
- HOPKINS, B. (1970). — Vegetation of the Olokemegi forest Reserve. VI : The plants of the forest site with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, 58 : 765-793.
- JANZEN, D.H. (1967). — Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21 : 620-637.
- JONES, E.W. (1956). — Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV : The plateau forest of the Okoma forest reserve. Part 2 : The reproduction and history of the forest. *J. Ecol.*, 44 : 83-117.
- KORIBA, K. (1958). — On the periodicity of tree-growth in the tropics with reference to the mode of branching, the leaf-fall and the formation of resting bud. *Gdns'Bull. Singapore*, 17 : 11-81.
- MC CLURE, H.E. (1966). — Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malay. Forest.*, 29 : 182-203.
- MEDWAY, F.L.S. (1972). — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4 : 117-146.
- MENSBRUGE, G. de la (1966). — *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire*. Paris, C.T.F.T., n° 26, 389 p.
- RICHARDS, P.W. (1952). — *The tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- ROLLET, B. (1969). — La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois For. Trop.*, 124 : 19-38.
- SMYTHE, N. (1970). — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Nat.*, 104 : 25-35.
- SNOW, D.W. (1965). — A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.
- STEINER, R. (1924). — *Agriculture, fondements spirituels de la méthode biodynamique*. Ed. Anthroposophiques Romandes, Genève, 1974.
- TAYLOR, C.J. (1960). — *Synecology and sylviculture in Ghana*. London, Th. Nelson & sons Ed.
- VOORHOEVE, A.G. (1965). — *Liberian high forest trees*. Pudoc.

APPENDICE : LISTE I
1 - ARBRES GEANTS (> 40 m)

(1) Symboles utilisés dans le tableau I :

Z = zoochore
A = anémochore
O = autochore

L = germination lente
R = germination rapide

P = fruit petit
M = fruit moyen
G = gros fruit

Les mois (A à M) sont
désignés par leur initiale
à partir d'avril 1977.

ESPECES	Carac- tères (1)	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Rosacées													
<i>Parinari holstii</i>	Z L M							×	×	×	×	×	×
Caesalpiniées													
<i>Daniellia thurifera</i>	A									×			
Irvingiacées													
<i>Klainedoxa gabonica</i>	Z L G	×	×	×			×			×		×	×
Burséracées													
<i>Canarium sweinfurthii</i>	Z R M						×						
Méliacées													
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	A							×	×				
<i>Entandrophragma candollei</i>	A												
<i>Guarea cedrata</i>	Z R M					×							
<i>Guarea thompsonii</i>	Z R M					×							
Bombacées													
<i>Bombax buonoponenze</i>	A	×										×	×
<i>Bombax brevicuspe</i>	A	×											×
Ochnacées													
<i>Lophira alata</i>	A												×
Lécythidacées													
<i>Combretodendron africanum</i>	A								×	×			
Combrétacées													
<i>Terminalia superba</i>	A							×					
Sapotacées													
<i>Kantou guereensis</i>	Z R G								×	×	×		
<i>Tieghemella heckelii</i>	Z R G							×		×			

2 - TRES GRANDS ARBRES (35 à 40 m)

ESPECES	Carac- tères	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Mimosées													
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	A										×	×	×
<i>Parkia bicolor</i>	Z R M											×	×
Caesalpiniées													
<i>Detarium senegalense</i>	Z R G					×					×		
<i>Anthonothea fragrans</i>	Z R G										×	×	×
<i>Guibourtia ehie</i>	A												×
<i>Erythrophleum ivorense</i>	A												×
Humiriacées													
<i>Sacoglottis gabonensis</i>	Z L M	×					×	×					×
Euphorbiacées													
<i>Oldfieldia africana</i>	Z R M			×	×	×	×	×	×	×			
Irvingiacées													
<i>Irvingia ivorensis</i>	Z R G						×	×		×	×		×
<i>Irvingia gabonica</i>	Z R G										×	×	
Simaroubacées													
<i>Balanites wilsoniana</i>	Z R G										×		
Anacardiées													
<i>Antrocaryon micraster</i>	Z L G					×							
Sterculiacées													
<i>Sterculia oblonga</i>	Z R M									×			
Rhizophoracées													
<i>Anopyxis klaineana</i>	A												×
Bignoniacées													
<i>Stereospermum acuminatissimum</i>	A											×	×
Rubiées													
<i>Nauclea pobeguini</i>	Z ? M									×			
<i>Nauclea trilesti</i>	Z ? M		×	×			×	×		×			

3 - GRANDS ARBRES (30 à 35 m)

ESPECES	Carac- tères	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Olacacées													
<i>Coula edulis</i>	Z L M									×	×	×	×
<i>Ongokea gore</i>	Z L M									×			
Octoknematacées													
<i>Octoknema borealis</i>	Z L P	×											
Myristicacées													
<i>Coelocaryon oxycarpum</i>	Z ? M			×						×			
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Z R P							×	×	×	×	×	×
Rosacées													
<i>Actia</i> sp.	Z ? M							×		×			
<i>Hirtella butayi</i>	Z R M								×	×			
<i>Parinari glabra</i>	Z R M									×	×	×	×
<i>Parinari aubrevillei</i>	Z R M									×			
Caesalpiniées													
<i>Dialium aubrevillei</i>	Z L P											×	×
Euphorbiacées													
<i>Sapium aubrevillei</i>	Z R P									×			
Méliacées													
<i>Trichilia lanata</i>	Z R M					×							
Sapindacées													
<i>Blighia welwitschii</i>	Z R M					×							
Sterculiacées													
<i>Tarrieta utilis</i>	A											×	
Guttifères													
<i>Mammea africana</i>	Z R G									×	×		
Flacourtiacées													
<i>Scotellia coriacea</i>	Z R P					×							
Sapotacées													
<i>Omphalocarpum anocentrum</i>	Z R G						×						
<i>Chrysophyllum pruniforme</i>	Z R M							×	×	×	×	×	
<i>Afrothersia afzelii</i>	Z R P									×			

4 - ASSEZ GRANDS ARBRES (25 à 30 m)

[illegible]

5 - ARBRES MOYENS (20 à 25 m)

ESPECES	Car.	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Annonacées													
<i>Xylopia quintasii</i>	Z R P						×	×		×			
Capparidacées													
<i>Buchholzia coriacea</i>	Z R G							×				×	
Caesalpiniées													
<i>Dialium dinklagei</i>	Z L P										×	×	
Pandacées													
<i>Panda oleosa</i>	Z L G	×				×				×	×	×	×
Burséracées													
<i>Dacryodes klaineana</i>	Z R P									×			
Ebénacées													
<i>Diospyros sanza-minika</i>	Z R M								×	×	×	×	×
Loganiacées													
<i>Anthocleista nobilis</i>	Z R M										×		
Apocynacées													
<i>Picralima nitida</i>	Z R G								×				
<i>Funtumia latifolia</i>	A										×		
Mimosées													
<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	O								×	×	×		

APPENDICE : LISTE II
1 - PETITS ARBRES LIGNEUX (< 20 m)

ESPECES	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Ulmacées												
<i>Trema guineensis</i>									×			
Moracées												
<i>Ficus eriotrotyoides</i>			×					×				
<i>Ficus</i> sp. 1					×							
<i>Ficus</i> sp. 2						×						
<i>Ficus</i> sp. 3									×			
<i>Myrianthus arboreus</i>						×						
<i>Musanga cecropioides</i>									×			
Olacacées												
<i>Heisteria parvifolia</i>											×	
Annonacées												
<i>Monodora</i> sp. 1	×				×							
<i>Monodora</i> sp. 2	×											
<i>Xylopia aethiopica</i>		×							×	×	×	×
<i>Xylopia parviflora</i>							×		×			
<i>Enantia polycarpa</i>							×				×	
<i>Uvariadendron mirabile</i>								×				
<i>Polyceratocarpus parviflora</i>											×	
<i>Uvariopsis</i> sp.												×
Myristicacées												
<i>Beilschmiedia manii</i>								×				
Rosacées												
<i>Hirtella fleuryana</i>							×					
<i>Acioa barteri</i>								×	×	×		
Mimosées												
<i>Tetrapleura chevalieri</i>										×		
Caesalpiniées												
<i>Childowia sanguinea</i>										×	×	
<i>Plagiosiphon emarginatus</i>										×	×	
<i>Anthonothea sassandrensis</i>										×	×	×
<i>Berlinia occidentalis</i>									×			
Polygalacées												
<i>Carpolobia lutea</i>					×							
<i>Atraxima afzeliana</i>								×				

2 - PETITS ARBRES LIGNEUX (suite)

[illegible]

3 - PETITS ARBRES LIGNEUX (suite)

ESPECES	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Mélastomatacées												
<i>Memecylon lateriflorum</i>							XX	X	X			
<i>Memecylon cinnamonoïdes</i>									X			
<i>Memecylon guineense</i>									X			X
Ebénacées												
<i>Diospyros chevalieri</i>								X	XX	XX	XX	X
<i>D. heudelotii</i>												X
<i>D. ivorensis</i>								X	XX	XX	XX	XX
<i>D. xanthochlamys</i>									XX	X	X	X
<i>Maba gavi</i>			X							X	X	
<i>M. soubreana</i>										X	X	
Apocynacées												
<i>Hunteria eliotii</i>	X											
<i>H. eburnea ?</i>												X
<i>Rauwolfia vomitoria</i>		X										
Verbénacées												
<i>Vitex oxycuspis</i>						X						
<i>Vitex grandifolia</i>								X				
Rubiacées												
<i>Bertiera racemosa</i>	X	X				X					X	X
<i>Massularia acuminata</i>		X								X	X	X
<i>Morinda cf. geminata</i>							X		X			
<i>Coffea humilis</i>								X				
<i>Coffea liberica</i>									X			
<i>Cuviera acutiflora</i>									X			
<i>Cuviera nigrescens</i>				X								
<i>Rothmania longiflora</i>								X				
<i>Heinsia crinita</i>								X				
<i>Pauridiantha afzelii</i>								X	X			
<i>Lasianthus batengensis</i>									X			X
<i>Cephaelis yapoensis</i>												X
<i>Cephaelis tabouensis</i>									X			
<i>Chassalia afzelii</i>							X					
Thymelécées												
<i>Dicranolepis persei</i>								X				

4 - LIANES ET PLANTES HERBACEES

ESPECES	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Mélastomatacées												
<i>Tristema coronatum</i>									×	×		×
Loganiacées												
<i>Strychnos aculeata</i>	×	×	×			×			×	×	×	×
<i>Strychnos</i> sp. 1											×	
<i>Strychnos</i> sp. 2										×		
<i>Strychnos</i> sp. 3										×		
<i>Strychnos</i> sp. 4												×
<i>Strychnos</i> sp. 5						×						
Apocynacées												
<i>Landolphia dulcis</i>									×		×	×
Rubiacées												
<i>Geophila afzelii</i> , <i>G. hirsuta</i> , <i>G. obvalata</i>							×	×	×	×	×	×
<i>Morinda longiflora</i>						×						
<i>Sabicea ferruginea</i>	×										×	×
<i>S. discolor</i>							×					
Palmacées												
<i>Ancistrophyllum secundiflorum</i>		×							×			×
Hypocratéacées (Célastrac.)												
<i>Hippocratea</i> sp.											×	×
<i>Cuervea macrophylla</i>									×			
<i>Salacia</i> sp.								×				
DIVERS												
<i>Hugonia planchonii</i> (Linac.)		×										
<i>Icacina mannii</i>		×										
<i>Santaloides afzelii</i> (Connarac.)									×	×		
Aracées spp.				×						×	×	×
<i>Adenia ciss.</i> (Passiflorac.)					×							
<i>Momordica cissoides</i> (Cucurb.)						×						
<i>Physedra crassipes</i> (Cucurb.)									×			
<i>Palisota bart.</i> (Commelin.)									×			
<i>Cissus gracilis</i> (Ampélidac.)						×	×					
<i>Leea guineensis</i> (Ampélidac.)									×			
Maranthacées spp.	×				×				×	×	×	×
Zingibéracées spp.	×								×	×	×	×
Graminées spp. (<i>Streptogyne</i>)											×	×
<i>Acridocarpus long.</i> (Malpigh.)											×	
<i>Piper guineense</i> (Piperac.)							×		×			×